Mathématiques Appliquées à la Biologie
Algèbre

isabelle.amat@univ-lyon1.fr
laurent.gueguen@univ-lyon1.fr
christelle.lopes@univ-lyon1.fr
sylvain.mousset@univ-lyon1.fr

Automne 2021

1 Dynamique des populations : Dynamique d'une population d'ombres communs

L'ombre commun est un poisson de rivière froide, pure, à cours relativement lent (en aval des truites). La période de reproduction se situe au printemps.

- Les jeunes d'un an mesurent en moyenne 15 cm et sont tous immatures.
- Les poissons de 2 ans mesurent 27 cm et la moitié d'entre eux sont adultes (*i.e.* sexuellement matures).
- A 3 ans, tous les poissons sont adultes et mesurent en moyenne 35 cm.

On admettra dans la suite que le sex-ratio est de 1.

- Une femelle fournit chaque année 200 alevins. 90% d'entre eux meurent avant 1 an.
- 50% des jeunes d'un an meurent avant l'âge de 2 ans.
- A partir de l'âge de 2 ans, 40% des poissons meurent par an.

1) Représenter par un schéma le cycle de vie de l'ombre.

2) On représente la population, au printemps de l'année n (juste après la reproduction) par le vecteur $\mathbf{v_n} = \begin{pmatrix} N_a \\ N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{pmatrix}$ où N_a est le nombre d'alevins, N_1 le nombre de poissons de 1 an, N_2 de 2 ans et N_3 de 3 ans ou plus. Montrer qu'un produit matriciel permet de déterminer $\mathbf{v_{n+1}}$ connaissant $\mathbf{v_n}$. On notera $\mathbf{M}$ la matrice.

3) Calculer $\mathbf{M^2}$, $\mathbf{M^3}$ et $\mathbf{M^4}$.

4) On lâche dans une rivière dépeuplée 100 ombres adultes (3 ans) après leur période de reproduction. Étudier l'évolution du peuplement de cette rivière.

5) Refaire l'exercice lorsqu'on se place avant la reproduction.

2 Changement de base

On étudie l'évolution simultanée au cours du temps des effectifs X_1 et X_2 de 2 espèces A_1 et A_2 dans un peuplement de microorganismes. Sur la base de résultats expérimentaux, on a été amené à proposer le modèle suivant :

$$\begin{pmatrix} X_1 - 2 \\ X_2 - 3 \end{pmatrix}_t = \begin{pmatrix} -\frac{8}{15} & -\frac{2}{15} \\ \frac{2}{15} & -\frac{13}{15} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} X_1 - 2 \\ X_2 - 3 \end{pmatrix}_{t-1}$$

X_1, le nombre d'individus de l'espèce A_1, et X_2, le nombre moyen d'individus de l'espèce A_2 sont exprimés en milliers.
On pose $x_1 = X_1 - 2$ et $x_2 = X_2 - 3$. Alors, l'évolution de cette population peut s'exprimer dans le nouveau repère d'origine O' : $X_1 = 2$ et $X_2 = 3$ par

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}_t = \mathbf{M} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}_{t-1}$$

où $\mathbf{M}$ est la matrice 2×2 notée ci-dessus de l'application linéaire m qui caractérise l'évolution de la population dans la base $\{\overrightarrow{e_1}, \overrightarrow{e_2}\}$ ($\overrightarrow{e_1}$ et $\overrightarrow{e_2}$ sont des vecteurs unitaires portés par les axes $O'x_1$ et $O'x_2$).

Considérons les vecteurs $\overrightarrow{f_1} = \overrightarrow{e_1} + \frac{1}{2}\overrightarrow{e_2}$ et $\overrightarrow{f_2} = \frac{1}{2}\overrightarrow{e_1} + \overrightarrow{e_2}$ dont l'expression matricielle dans la base $\{\overrightarrow{e_1}, \overrightarrow{e_2}\}$ est $\mathbf{f_1} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{1}{2} \end{pmatrix}$ et $\mathbf{f_2} = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} \\ 1 \end{pmatrix}$.

1) Vérifier, en effectuant les produits de matrice de $\mathbf{M}$ par $\mathbf{f_1}$ puis de $\mathbf{M}$ par $\mathbf{f_2}$ que $m(\overrightarrow{f_1}) = -\frac{3}{5}\overrightarrow{f_1}$ et $m(\overrightarrow{f_2}) = -\frac{4}{5}\overrightarrow{f_2}$.

2) Ecrire la matrice $\mathbf{P}$ de changement de base qui permet de passer de la base $\{\overrightarrow{e_1}, \overrightarrow{e_2}\}$ à la base $\{\overrightarrow{f_1}, \overrightarrow{f_2}\}$. Calculer $\mathbf{P}^{-1}$.

3) Exprimer la matrice $\mathbf{M}'$ de l'application linéaire m dans la base $\{\overrightarrow{f_1}, \overrightarrow{f_2}\}$ (le calcul n'est pas nécessaire si vous connaissez le résultat).

4) Dans la suite du problème, on notera y_1 et y_2 les coordonnées des vecteurs de $\mathbb{R}^2$ dans la base $\{\overrightarrow{f_1}, \overrightarrow{f_2}\}$.
Au temps $t = 0$, on a les valeurs initiales $(X_1)_{t=0} = \dfrac{3}{2}$ et $(X_2)_{t=0} = \dfrac{7}{2}$ *i.e.*

$$\begin{pmatrix} X_1 \\ X_2 \end{pmatrix}_{t=0} = \begin{pmatrix} \frac{3}{2} \\ \frac{7}{2} \end{pmatrix}$$

(a) Trouver les valeurs correspondantes de $\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}_{t=0}$ dans la base $\{\overrightarrow{e_1}, \overrightarrow{e_2}\}$ et $\begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix}_{t=0}$ dans la base $\{\overrightarrow{f_1}, \overrightarrow{f_2}\}$.

(b) On étudiera l'évolution de la population dans la base $\{\overrightarrow{f_1}, \overrightarrow{f_2}\}$ pour les temps $t = 0$, $t = 1$, $t = 2$, $t = 3$ et $t = 4$. A partir des résultats numériques ainsi obtenus, représenter graphiquement :

- y_1 en fonction de t
- y_2 en fonction de t
- y_1 en fonction de y_2

Peut-on prévoir les valeurs de y_1 et y_2 lorsque t devient grand (*i.e.* $\lim_{t\to+\infty} y_1$ et $\lim_{t\to+\infty} y_2$)? Comment interpréter le point O' pour cette population ?

3 Dynamique des populations et Changement de base (Diagonalisation)

On désire étudier l'évolution moyenne d'une population de Wallabies au cours des ans. Le Wallaby des montagnes (*Dorcopsulus macleayi*) est un marsupial d'Australie affectionnant les zones d'altitude.
On peut schématiquement classer les individus féconds en 2 classes :

- les individus d'un an W_1 qui hébergent dans leur poche, en moyenne, a petits par femelle et par an,
- les individus de plus d'un an W_2 qui hébergent en moyenne b petits par femelle par an.

Chaque année est supposée se diviser en 2 saisons : une saison de reproduction (on suppose que la mortalité est négligeable durant cette saison, généralement courte) puis la saison hivernale. A la fin d'une année (*i.e.* à la fin de la saison hivernale), la population comprend des individus d'un an W_1 et des individus de 2 ans ou plus W_2. La saison de reproduction a alors lieu, à l'issue de laquelle apparait dans la population la classe d'âge W_0' : les juvéniles. Durant la phase hivernale, une proportion s_0 des juvéniles survit : ces s_0 W_0' juvéniles deviennent des individus d'un an. Une proportion s_1 des W_1 et une proportion s_2 des W_2 survivent à cette saison hivernale. Le sex ratio dans la population est équilibré.

Le cycle de vie se déroule selon le schéma ci-dessous :

	Année n			Année $n+1$	
	Reproduction		Survie	Reproduction		Survie
		W'_0			W'_0	
W_1		W'_1		W_1	W'_1	
W_2		W'_2		W_2	W'_2	

1) Mettre sous la forme $\begin{pmatrix} W'_0 \\ W'_1 \\ W'_2 \end{pmatrix}_n = \begin{pmatrix} f & g \\ h & i \\ j & k \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W_1 \\ W_2 \end{pmatrix}_n$ les équations donnant les effectifs par classe en fin de saison de reproduction en fonction de ce qu'ils étaient à la fin de la saison hivernale précédente.

2) Mettre sous la forme $\begin{pmatrix} W_1 \\ W_2 \end{pmatrix}_{n+1} = \begin{pmatrix} u & v & w \\ x & y & z \end{pmatrix} \begin{pmatrix} W'_0 \\ W'_1 \\ W'_2 \end{pmatrix}_n$ les équations donnant les effectifs par classe en fin de saison hivernale en fonction de ce qu'ils étaient à la fin de la saison de reproduction de l'année précédente.

3) En déduire l'équation matricielle d'évolution annuelle :

$$\begin{pmatrix} W_1 \\ W_2 \end{pmatrix}_{n+1} = \mathbf{M} \begin{pmatrix} W_1 \\ W_2 \end{pmatrix}_n$$

4) Application numérique : $a = 0.2$, $b = 1.2$, $s_0 = 0.48$, $s_1 = 0.6$ et $s_2 = 0.65$. Vérifier que la matrice $\mathbf{M}$ s'écrit $\begin{pmatrix} 0.048 & 0.288 \\ 0.6 & 0.65 \end{pmatrix}$.

5) Déterminer les valeurs propres de la matrice $\mathbf{M}$.

6) Déterminer les vecteurs propres associés à ces valeurs propres.

7) Quelle est la matrice de passage dans la base propre, notée $\mathbf{P}$?

8) Diagonaliser $\mathbf{M}$. Calculer $\mathbf{M}^{10}$.

9) L'année $n = 1$, la population est formée de 27 individus de 1 an et de 24 individus de plus d'un an. L'évolution des effectifs de cette population pendant 10 ans est illustrée en figure 1. Positionner sur la figure 1 les informations fournies par la première valeur propre λ_1 ($\lambda_1 > \lambda_2$), et le premier vecteur propre $\mathbf{v_1}$ associé à λ_1 ?

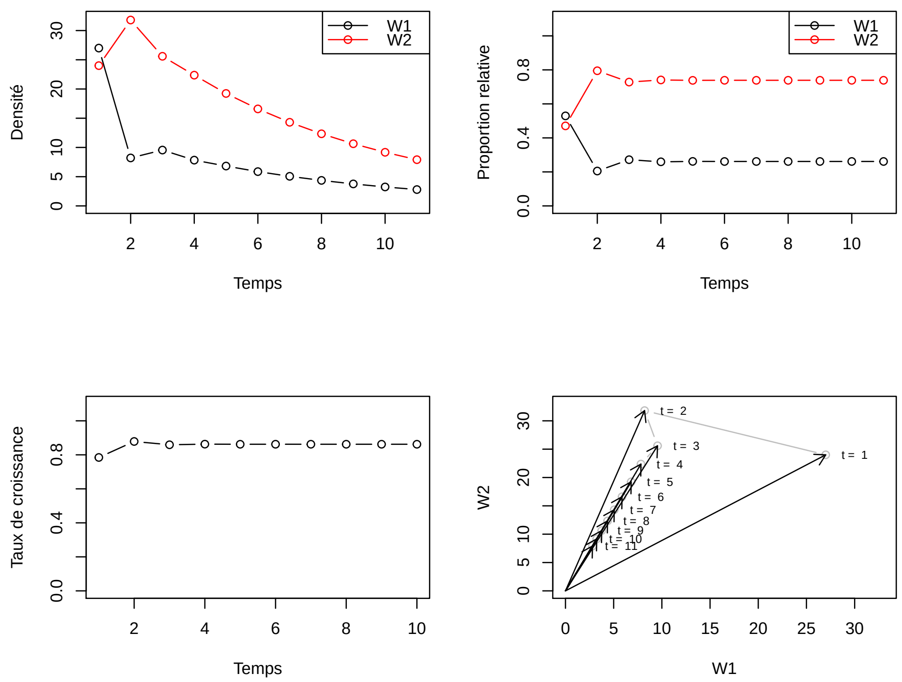
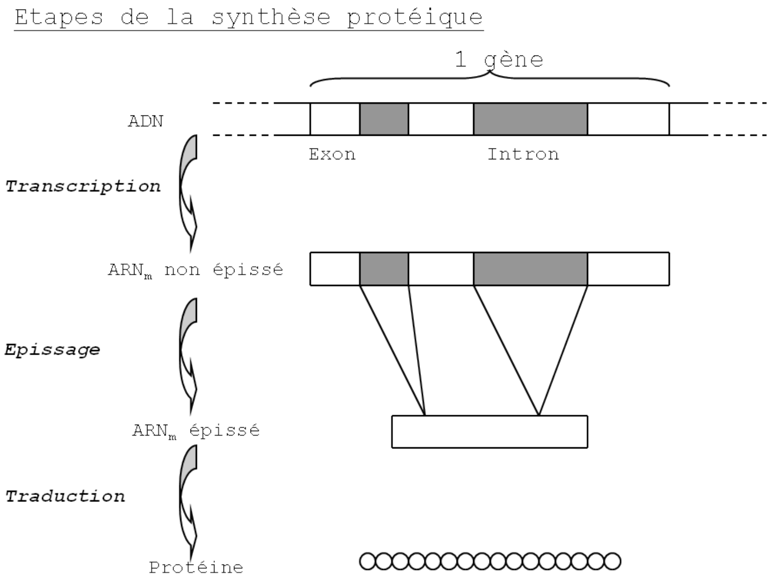


Figure 1: Suivi temporel

4 Epissage (CC 2008)

La plupart des gènes eucaryotes possèdent des introns et des exons. Seuls les exons codent pour les séquences protéiques. Les ARN messagers (ARNm) transcrits à partir de ces gènes contiennent initialement les introns. Ces ARNm sont ensuite épissés (élimination des séquences correspondant aux introns) avant d'être traduits en séquences protéiques.



On note $n_1(t)$ le nombre d'ARNm non épissés et $n_2(t)$ le nombre d'ARNm épissés présents dans la cellule au temps t. La cellule produit des ARNm non épissés au taux c par minute. a représente la fraction de n_1 qui est épissée par minute. Une proportion d d'ARNm épissés est dégradée par minute. On considère que a est différent de d.

1) Ecrire les équations de récurrence qui permettent d'exprimer $n_1(t)$ et $n_2(t)$ en fonction de $n_1(t-1)$ et $n_2(t-1)$.

2) Pour simplifier l'étude du modèle, on effectue un changement d'origine, et on travaille dorénavant avec les variables $N_1(t)$ et $N_2(t)$ où $N_1(t) = n_1(t) - \dfrac{c}{a}$ et $N_2(t) = n_2(t) - \dfrac{c}{d}$.
Ainsi, $n_1(t) = N_1(t) + \dfrac{c}{a}$ et $n_2(t) = N_2(t) + \dfrac{c}{d}$.
En remplaçant $n_1(t)$ et $n_2(t)$ dans les équations trouvées en question 1 par ces expressions en fonction de $N_1(t)$ et $N_2(t)$, montrer que le nouveau système de récurrence peut s'écrire sous forme matricielle : $\begin{pmatrix} N_1(t) \\ N_2(t) \end{pmatrix} = \mathbf{M} \begin{pmatrix} N_1(t-1) \\ N_2(t-1) \end{pmatrix}$ où $\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 1-a & 0 \\ a & 1-d \end{pmatrix}$.

3) Donner les valeurs propres de $\mathbf{M}$ en fonction de a et d (justifier).

4) a et d sont des paramètres strictement positifs, quelle information cela nous apporte-t-il sur l'évolution du modèle à long terme (lorsque t tend vers l'infini) ? Comment interpréter biologiquement $\dfrac{c}{a}$ et $\dfrac{c}{d}$?

5) Vérifier que $\mathbf{u} = \begin{pmatrix} d-a \\ a \end{pmatrix}$ est un vecteur propre de $\mathbf{M}$. À quelle valeur propre est-il associé ?

6) Calculer le vecteur propre $\mathbf{v}$ associé à la seconde valeur propre (on prendra sa seconde composante égale à 1).

7) La matrice $\mathbf{M}$ est-elle diagonalisable ? (Justifier). Donner la matrice $\mathbf{D}$ semblable à $\mathbf{M}$ dans la base formée par les vecteurs $\mathbf{u}$ et $\mathbf{v}$.

8) Ecrire la matrice de passage $\mathbf{P}$. Calculer $\mathbf{P}^{-1}$.

9) La matrice $\mathbf{M}^k$ permettrait de connaître $n_1(k)$ et $n_2(k)$ - le nombre d'ARNm épissé et non épissé dans la cellule au temps k - en fonction des conditions initiales $n_1(0)$ et $n_2(0)$ en utilisant la relation

$$\begin{pmatrix} N_1(k) \\ N_2(k) \end{pmatrix} = \mathbf{M}^k \begin{pmatrix} N_1(0) \\ N_2(0) \end{pmatrix}$$

Comment $\mathbf{P}$, $\mathbf{P}^{-1}$ et $\mathbf{D}$ permettraient de calculer $\mathbf{M}^k$?

10) Application numérique : $a = 0.5$, $d = 0.3$, $c = 3$ et $k = 6$. Calculer $\mathbf{M}^k$.

11) Donner l'expression de $n_1(k)$ et $n_2(k)$ en fonction de $n_1(0)$ et $n_2(0)$.

5 Dynamique forestière (CC 2011)

On s'intéresse à une forêt composée de 2 espèces d'arbre. A_t et B_t désignent respectivement le nombre d'arbres de chaque espèce dans la forêt l'année t. Quand un arbre meurt, un nouvel arbre pousse à sa place. Il peut être de la même espèce ou d'une autre espèce. L'espèce A est particulièrement longévive, seul 1% des arbres A meurent chaque année, contre 5% pour l'espèce B. En revanche, en raison de leur taux de croissance plus rapide, les arbres B "remportent" plus souvent les espaces laissés vacants à la mort d'un arbre. Ainsi, 75% des espaces nouvellement vacants seront colonisés par un arbre de l'espèce B et seulement 25% par un arbre de l'espèce A.

1) Écrire les équations permettant d'obtenir les effectifs des chacune des espèces à l'année t en fonction de ce qu'ils étaient à l'année $t-1$ (détailler le raisonnement).

2) On note $\mathbf{W}$ la matrice telle que $\begin{pmatrix} A_t \\ B_t \end{pmatrix} = \mathbf{W} \begin{pmatrix} A_{t-1} \\ B_{t-1} \end{pmatrix}$.

   $\mathbf{W} = \begin{pmatrix} 0.9925 & 0.0125 \\ 0.0075 & 0.9875 \end{pmatrix}$

   Donner les valeurs propres de la matrice $\mathbf{W}$.

3) Calculer le vecteur propre $\mathbf{u}_W = \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix}$ de $\mathbf{W}$ associé à la valeur propre dominante. Interpréter biologiquement.

4) Vérifier que $\mathbf{v}_W = \begin{pmatrix} -1 \\ 1 \end{pmatrix}$ est un autre vecteur propre de $\mathbf{W}$, et donner la valeur propre associée.

5) Donner $\mathbf{P}$, la matrice de passage vers la base $\{\mathbf{u}_W, \mathbf{v}_W\}$ et calculer $\mathbf{P}^{-1}$. Quelle est la particularité de la matrice $\mathbf{W}_{bis}$ semblable à $\mathbf{W}$ dans la base $\{\mathbf{u}_W, \mathbf{v}_W\}$? Comment calculerait-on $\mathbf{W}_{bis}$? (on demande uniquement la formule, pas d'effectuer le calcul).

6) Les suivis météorologiques suggèrent dans la région d'étude une succession d'années humides et sèches. Durant les années humides, la dynamique est décrite par $\mathbf{W}$. Durant les années sèches, la dynamique est décrite par la matrice $\mathbf{D} = \begin{pmatrix} 0.9925 & 0.0975 \\ 0.0075 & 0.9025 \end{pmatrix}$. La valeur propre dominante de cette matrice vaut 1 et le vecteur propre qui lui est associé $\mathbf{u}_D = \begin{pmatrix} 0.997 \\ 0.077 \end{pmatrix}$.
   En tenant compte de la succession d'années sèches et humides, la matrice $\mathbf{M}$ décrivant le système, c'est-à-dire telle que $\begin{pmatrix} A_t \\ B_t \end{pmatrix} = \mathbf{M} \begin{pmatrix} A_{t-2} \\ B_{t-2} \end{pmatrix}$ s'écrit $\mathbf{M} = \mathbf{WD} = \begin{pmatrix} 0.985 & 0.108 \\ 0.015 & 0.892 \end{pmatrix}$. Sa valeur propre dominante vaut 1 et le vecteur propre qui lui est associé $\mathbf{u}_M = \begin{pmatrix} 0.99 \\ 0.14 \end{pmatrix}$.

   Sans effectuer de calculs supplémentaires, discuter de l'importance relative des années sèches et humides sur la présence des 2 espèces à long terme (justifier).

6 Mauvaises herbes (CC 2015)

On s'intéresse ici à la dynamique annuelle d'une espèce de mauvaises herbes, *Setaria faberi.*

Nous supposons qu'une plante émet durant l'automne un nombre moyen de a graines, parmi lesquelles seulement une fraction σ survit jusqu'à la fin de l'automne. Aucune plante ne survit aux températures hivernales et une proportion μ des graines meurt avant la fin de l'hiver. Au printemps, aucune mortalité n'est observée et une proportion γ des graines germe pour donner des plantes. Et enfin durant l'été, seule une proportion δ de graines et une proportion β de plantes survit jusqu'à la fin de l'été.

Soit $S(t)$ le nombre de graines et $P(t)$ le nombre de plantes au début de l'automne de l'année t. Le cycle de vie de cette espèce est représentée sur la Figure 1.

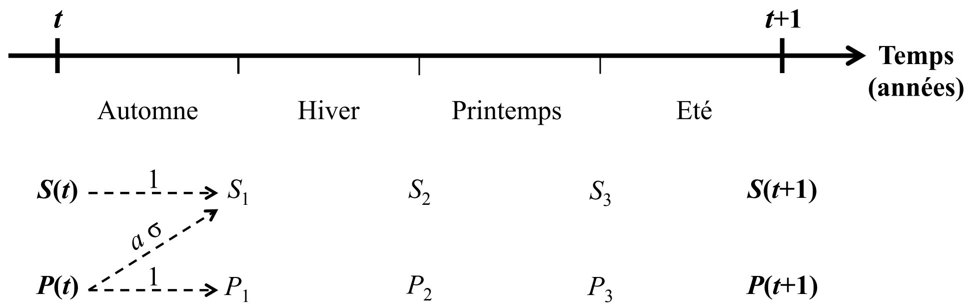


Figure 2: Cycle de vie annuel de *Setaria faberi.*

1) Compléter le graphe de cycle de vie de cette espèce de manière à faire apparaître tous les paramètres démographiques.

2) Donner la matrice $\boldsymbol{M}$ (justifier) telle que

$$\begin{pmatrix} S(t+1) \\ \\ P(t+1) \end{pmatrix} = \boldsymbol{M} \begin{pmatrix} S(t) \\ \\ P(t) \end{pmatrix}$$

Un suivi des populations de cette plante a permis de déterminer des valeurs moyennes de ses paramètres démographiques. Ainsi, on a :
$a = 1000$ et $\sigma = 0.40$, $\mu = 0.60$, $\gamma = 0.75$, $\delta = 0.50$ et $\beta = 0.1$.

3) Vérifier que dans ce cas la matrice $\mathbf{M}$ s'écrit : $\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0.05 & 20 \\ 0.03 & 12 \end{pmatrix}$.

4) Calculer les valeurs propres de la matrice $\boldsymbol{M}$. Interpréter biologiquement.

5) Déterminer le vecteur propre associé à la plus grande valeur propre, dont la seconde composante est égale à 3. Interpréter biologiquement.

6) Vérifier que le vecteur $\mathbf{u} = \begin{pmatrix} -400 \\ 1 \end{pmatrix}$ est un vecteur propre associé à la seconde valeur propre.

7) Ecrire la matrice de passage $\mathbf{P}$. Calculer $\mathbf{P^{-1}}$.

8) Donner l'expression de la matrice $\mathbf{D}$, matrice semblable à $\mathbf{M}$ dans la base des vecteurs propres.

9) Comment pourrait-on calculer $\mathbf{M}^k$? Donner les 3 matrices nécessaires pour effectuer ce calcul.
   On donne $\mathbf{M}^8 = \begin{pmatrix} 1.8 \times 10^6 & 7.4 \times 10^8 \\ 1.1 \times 10^6 & 4.4 \times 10^8 \end{pmatrix}$.

10) Donner les effectifs de graines et de plantes à $t = 8$ pour $S(0) = 10$ et $P(0) = 0$.

On cherche maintenant à utiliser un herbicide de manière à lutter contre ces mauvaises herbes. Deux stratégies sont envisagées.

Stratégie 1 : utilisation d'un herbicide en été

La première stratégie vise à répandre un herbicide en été, qui n'agit pas sur les plantes (pas d'effet sur β) mais n'agit que sur le taux de survie des graines (δ). La matrice $\mathbf{M}$ en fonction de δ s'écrit :

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0.1\,\delta & 40\,\delta \\ 0.03 & 12 \end{pmatrix}.$$

11) Vérifier que $\lambda = 12 + 0.1\,\delta$ est une valeur propre de $\mathbf{M}$.

12) Cette stratégie serait-elle efficace pour envisager l'éradication de cette espèce de mauvaises herbes? Justifier.

Stratégie 2 : utilisation d'un herbicide au printemps

La seconde stratégie vise à utiliser un herbicide au printemps, qui va agir sur le taux de germination des graines (γ). L'expression de λ en fonction de γ est $\lambda = 0.2 + 1.4\gamma$.

13) A partir de quelle valeur de γ pourra-t-on conclure que cette stratégie est efficace pour éradiquer cette espèce?

7 Cinétique d'un médicament (CC 2016)

On s'intéresse ici au traitement d'une pathologie via l'action d'une molécule chimique sur un organe cible. Pour cela, on administre sous perfusion, dans le sang, un médicament contenant cette molécule. On modélise la cinétique du médicament dans les deux compartiments: le sang et l'organe cible. On règle la perfusion de telle sorte qu'elle délivre dans le sang une quantité Q de médicament par minute. Une fois dans le sang, on considère deux phases : une première phase de transport où une proportion b de médicament passe, chaque minute, du sang à l'organe cible (on considère que la quantité de médicament dans l'organe cible reste dans l'organe cible durant cette phase) ; et une deuxième phase de dégradation pendant laquelle une proportion d de la quantité de médicament restée dans le sang est dégradée par le foie toutes les minutes, et une proportion c de la quantité de médicament dans l'organe cible est métabolisée par minute.

Soient $S(t)$ et $R(t)$ les quantités de médicament dans le sang et dans l'organe cible respectivement après la phase de dégradation à la minute t. On appelle $S'(t)$ et $R'(t)$ la quantité de médicament dans le sang et dans l'organe cible respectivement après la phase de transport à la minute t.

1. Compléter la Figure 1 de manière à faire apparaître les paramètres Q, b, c et d.

2. Écrire le système d'équations permettant d'exprimer $S(t+1)$ et $R(t+1)$ en fonction de $S(t)$ et $R(t)$.

   On propose d'effectuer le changement de variables suivant:

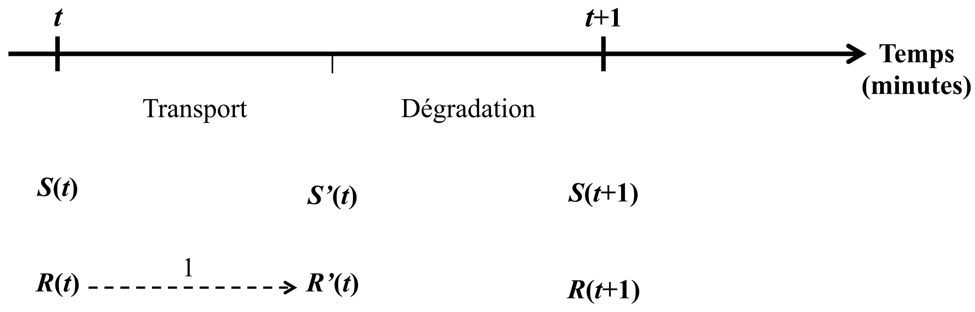


Figure 3: Cinétique du médicament dans le sang et l'organe cible

$$S(t) = s(t) + \frac{Q}{b+d-bd} \text{ et } R(t) = r(t) + \frac{Qb(1-c)}{c(b+d-bd)}.$$

Suite à ce changement de variables, le système peut s'écrire de la façon suivante :

$$\begin{pmatrix} s(t+1) \\ \\ r(t+1) \end{pmatrix} = \boldsymbol{M} \begin{pmatrix} s(t) \\ \\ r(t) \end{pmatrix} \text{avec } \boldsymbol{M} = \begin{pmatrix} (1-b)(1-d) & 0 \\ b(1-c) & 1-c \end{pmatrix}.$$

3. Justifier que $(1-b)(1-d)$ est une valeur propre de $\boldsymbol{M}$. On la nomme λ_1, c'est la valeur propre dominante.

4. Trouver le vecteur propre $\boldsymbol{U_1}$ de $\boldsymbol{M}$ associé à λ_1. On prendra sa deuxième composante égale à $b(1-c)$. Comment ce vecteur peut-il être interprété en terme d'efficacité de la thérapeutique?

5. Vérifier que $\boldsymbol{U_2} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$ est un autre vecteur propre de $\boldsymbol{M}$ et en déduire la valeur propre à laquelle il est associé.

6. Donner $\boldsymbol{P}$, la matrice de passage dans la base propre et calculer $\boldsymbol{P}^{-1}$.

7. Donner $\boldsymbol{D}$, la matrice semblable à $\boldsymbol{M}$ dans la base des vecteurs propres. Quelle est la limite de $\boldsymbol{D}^k$ quand k tend vers l'infini ? En déduire la limite de $\boldsymbol{M}^k$ ainsi que de $s(k)$ et $r(k)$ quand k tend vers l'infini.

8. Donner la limite de $S(k)$ et $R(k)$ quand k tend vers l'infini. Discuter de l'effet des paramètres Q, b, c et d sur l'efficacité de la thérapeutique.

8 Evolution de la structure génétique d'une population d'une espèce autogame diploïde

Les individus de cette espèce pratiquent l'auto fécondation, il va en résulter une évolution remarquable de la structure génétique de la population.
Considérons un gène biallélique : Aa. Tout individu homozygote produit des descendants homozygotes de même génotype. Tout individu hétérozygote produit $\frac{1}{4}$ de descendants AA, $\dfrac{1}{4}$ de descendants aa et $\dfrac{1}{2}$ de descendants Aa.

1) Soient p_k, q_k et r_k les fréquences des individus AA, Aa et aa à la k^{ieme} génération ($p_k + q_k + r_k = 1$). Trouver la matrice $\mathbf{A}$ telle que

$$\begin{pmatrix} p_{k+1} \\ q_{k+1} \\ r_{k+1} \end{pmatrix} = \mathbf{A} \begin{pmatrix} p_k \\ q_k \\ r_k \end{pmatrix} \qquad \forall k \in \mathbb{N}^*$$

2) Montrer que $\begin{pmatrix} p_k \\ q_k \\ r_k \end{pmatrix} = \mathbf{A}^{k-1} \begin{pmatrix} p_1 \\ q_1 \\ r_1 \end{pmatrix}$

3) Calculer $\mathbf{A}^k$ par la méthode de diagonalisation.

4) Quelle est la $\lim\limits_{k \to +\infty} \mathbf{A}^k$?
Vers quelles valeurs tendent alors p_k, q_k et r_k ?

9 Modèle discret stochastique (Otto & Day, 2007)

On considère une zone forestière qui peut être inoccupée (état 0), en stade pionnier (état 1), ou en stade climacique (état 2). La probabilité annuelle d'une perturbation conduisant à une destruction de la zone (feu, tempête, coupe,...) vaut e_1 pour l'état 1 et e_2 pour l'état 2. On suppose qu'une zone inoccupée peut être convertie en stade pionnier avec une probabilité b_1, et que les stades pionniers n'ayant pas subi de déforestation passent au stade climacique avec une probabilité annuelle b_2.

1) Donner la matrice de transition annuelle $\mathbf{M}$.

2) Que vaut λ_1, la valeur propre dominante de $\mathbf{M}$? (Justifier la réponse)

3) Calculer $\overrightarrow{\pi_1}$, le vecteur propre dominant de $\mathbf{M}$ et le normaliser de telle sorte que ses éléments somment à 1 (pour simplifier les calculs, on supposera que $e_1 = e_2 = e$). Interpréter biologiquement ce vecteur et discuter des conséquences d'un taux d'extinction e relativement fort (resp. faible) par rapport aux valeurs de b.

4) Un changement environnemental (*e.g.* réchauffement climatique, présence d'herbivores, ...) empêche l'installation du stade pionnier (*i.e.* b_1=0). En conséquence, le système admet un état absorbant : l'état 0. Calculer le temps moyen avant extinction de la zone forestière selon que le changement environnemental impacte une forêt en stade pionnier ou climacique. Qu'en est-il si $e_1 = e_2 = e$?

En diagonalisant la matrice $\mathbf{M}$, on pourrait calculer $\mathbf{M}^n = \mathbf{P}\mathbf{D}^n\mathbf{P}^{-1}$.

$\mathbf{P}=\begin{pmatrix} 1 & \frac{e_1-e_2}{b_2-b_2e_1} & -1 \\ 0 & \frac{b_2+e_1-b_2e_1-e_2}{b_2(-1+e_1)} & 0 \\ 0 & 1 & 1 \end{pmatrix}$, $\mathbf{D}=\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 0 & (b_2-1)(e_1-1) & 0 \\ 0 & 0 & 1-e_2 \end{pmatrix}$ et

$\mathbf{P}^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 0 & \frac{b_2(e_1-1)}{b_2+e_1-b_2e_1-e_2} & 0 \\ 0 & \frac{b_2(e_1-1)}{b_2(e_1-1)-e_1+e_2} & 1 \end{pmatrix}$.

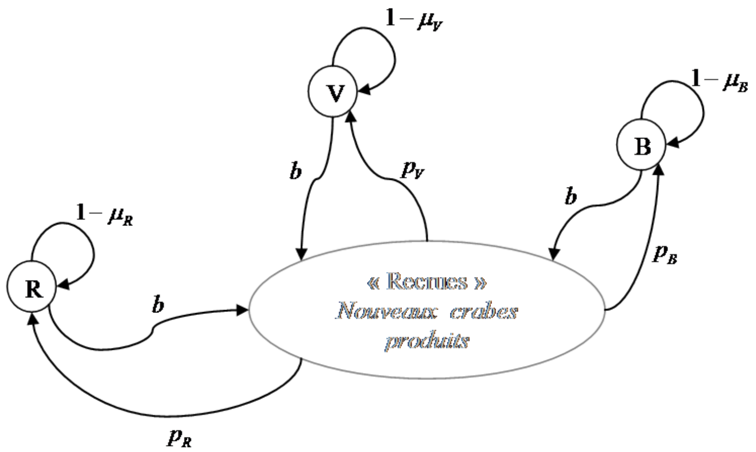
On pourrait ainsi déterminer par exemple au bout de combien de temps une forêt perturbée en stade pionnier présente une probabilité d'extinction supérieure à 0.9 si aucune mesure n'est prise (*e.g.* si $e_1 = 0.05$, $e_2 = 0.08$ et $b_2 = 0.02$)

10 Répartition spatiale d'un crabe sur trois espèces d'anémone (CT 2008)

Une étude expérimentale montre que la répartition spatiale de crabes sur trois espèces d'anémones se distinguant par leur couleur (rouge, vert, bleu) n'est pas aléatoire.

- Les anémones bleues sont moins colonisées que si la colonisation se faisait au hasard.
- En revanche, les rouges sont plus utilisées que si la colonisation se faisait au hasard.
- La colonisation des anémones vertes est similaire à ce qui est attendu sous l'hypothèse d'une colonisation au hasard.

Un mécanisme envisagé pour expliquer cette répartition biaisée des crabes sur les anémones est une mortalité différentielle des crabes sur les trois types d'anémones, en raison d'un camouflage différentiel vis-à-vis des prédateurs ($\mu_B > \mu_V > \mu_R$). Le modèle mis en place pour évaluer cette hypothèse peut être schématisé de la façon suivante :



- b = nombre de crabes produits par individu à chaque pas de temps
- p_i = probabilité de recrutement de nouveaux crabes par les anémones de couleur i (i= R, V ou B)
- μ_i = probabilité de mortalité des crabes ayant colonisé une anémone de couleur i (i = R, V ou B)

Une anémone abrite au plus 1 crabe. Le système d'équations décrivant la dynamique temporelle du nombre d'anémones rouges (R), vertes (V) et bleues (B) colonisées s'écrit :

$$\begin{aligned} B_t &= (1-\mu_B)\,B_{t-1} + p_B b\,(R_{t-1}+V_{t-1}+B_{t-1}) \\ R_t &= (1-\mu_R)\,R_{t-1} + p_R b\,(R_{t-1}+V_{t-1}+B_{t-1}) \\ V_t &= (1-\mu_V)\,V_{t-1} + p_V b\,(R_{t-1}+V_{t-1}+B_{t-1}) \end{aligned}$$

1) Ecrire la matrice $\mathbf{M}$ telle que $\begin{pmatrix} B_t \\ R_t \\ V_t \end{pmatrix} = \mathbf{M} \begin{pmatrix} B_{t-1} \\ R_{t-1} \\ V_{t-1} \end{pmatrix}$, qui permet d'obtenir la répartition des crabes sur les trois types d'anémones au temps t en fonction de celle au temps $t-1$.

   L'expression numérique de la matrice $\mathbf{M}$ est $\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.2 & 0.2 \\ 0.3 & 0.8 & 0.3 \\ 0.3 & 0.3 & 0.7 \end{pmatrix}$.

2) Montrer que le polynôme caractéristique de cette matrice vaut :

$$-\lambda^3 + 2\lambda^2 - 1.1\lambda + 0.181$$

3) Une forme factorisée de ce polynôme est $-(\lambda - 1.22)(\lambda^2 - 0.78\lambda + 0.15)$. En déduire les trois valeurs propres de $\mathbf{M}$ (remarque : on note λ_1 la plus grande valeur propre).

4) Soit $\mathbf{v_1} = \begin{pmatrix} x \\ y \\ 1 \end{pmatrix}$, le vecteur propre associé à la valeur propre dominante λ_1 de $\mathbf{M}$, déterminer x et y.

5) Interpréter biologiquement $\mathbf{v_1}$. Que peut-on penser de l'hypothèse d'une mortalité différentielle pour expliquer la répartition biaisée des crabes sur les 3 types d'anémones ?

6) Sachant qu'une anémone est généralement colonisée par un seul crabe, $R_t + G_t + B_t$ le nombre total d'anémones colonisées au temps t, est aussi égal au nombre de crabes présents dans la population au temps t. Quelle prédiction fait-on quant au devenir à long terme de la population de crabes ?

7) Si à $t = 0$ la population est constituée d'un crabe femelle fécondé sur une anémone bleue, le modèle prédit à $t = 50$ une population totale de crabes de 17871 individus. Cette prédiction est peu réaliste, notamment car le nombre d'anémones disponibles n'est pas illimité (contrairement à ce que suppose le modèle). On peut remédier à cela en tenant compte dans le modèle de N_R, N_V et N_B le nombre total d'anémones rouges, vertes et bleues dans l'environnement. Les taux de recrutement p_R, p_V et p_B ne sont alors plus constants mais deviennent proportionnels à $1 - \dfrac{R_t}{N_R}$, $1 - \dfrac{V_t}{N_V}$ et $1 - \dfrac{B_t}{N_B}$. Expliquer en une phrase pourquoi le modèle ne sera alors plus linéaire.

11 Gestion des populations (CT 2011)

Un modèle matriciel est mis en place pour évaluer différentes stratégies de gestion d'une population de guépard.
La population est (de manière très simplifiée) divisée en 3 classes d'âges : les individus de 0 à 12 mois (N_1), de 12 à 24 mois (N_2) et de plus de 24 mois (N_3).

On se situe après la période de reproduction. Les taux de survie moyens des 3 classes d'âges sont respectivement s_1, s_2 et s_3. Seuls les individus d'au moins 24 mois se reproduisent. La fécondité moyenne des femelles est notée f_3. Le sexe ratio est estimé à 1.

1) Écrire en fonction des différents paramètres démographiques (s_1, s_2, s_3 et f_3) la matrice de projection du modèle permettant d'obtenir les effectifs dans chacune des classes d'âges à l'année t en fonction de ce qu'ils étaient à $t-1$, c'est à dire la matrice $\mathbf{M}$ telle que $\begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{pmatrix}_t = \mathbf{M} \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{pmatrix}_{t-1}$

2) Des études expérimentales permettent d'écrire la matrice $\mathbf{M}$.
   Elle vaut : $\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0 & 0.7548 & 0.8364 \\ 0.19 & 0 & 0 \\ 0 & 0.74 & 0.82 \end{pmatrix}$.
   En déduire la valeur des différents paramètres démographiques.

3) Montrer que le polynôme caractéristique de cette matrice peut s'écrire $-\lambda(-0.1434 - 0.82\lambda + \lambda^2)$.

4) Donner les valeurs propres de $\mathbf{M}$ (Expliquer vos calculs).

5) En 10 lignes maximum, expliquer l'apport de la diagonalisation pour la modélisation des systèmes dynamiques en temps discret. La matrice $\mathbf{M}$ est-elle diagonalisable (Justifier) ?

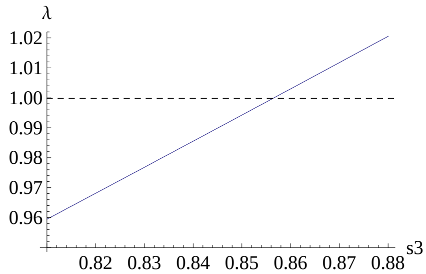
6) Calculer $\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 1 \\ v_2 \\ v_3 \end{pmatrix}$, le vecteur propre à **gauche** de la matrice $\mathbf{M}$ associé à la valeur propre dominante de $\mathbf{M}$. Interpréter biologiquement. Sur quelle(s) classe(s) d'âge peut-on proposer d'axer les mesures de conservation (Justifier) ?

7) La sensibilité relative (la référence est s_1) de la valeur propre dominante λ de $\mathbf{M}$ à chacun des paramètres démographiques x (c'est-à-dire $\frac{\partial\lambda}{\partial x} \big/ \frac{\partial\lambda}{\partial s_1}$) est consignée dans le tableau 1. La figure 1 représente (en trait plein) la valeur propre dominante λ en fonction du paramètre s_3. Discuter de l'impact relatif des différents paramètres démographiques sur le potentiel de croissance de la population. Discuter d'une mesure de conservation envisageable. Pour appréhender la faisabilité de cette mesure, on donne l'intervalle de confiance à 95% de s_3, estimé en captivité : 0.82 ± 0.0087.

Tableau 1 :

x	Sensibilité relative
s_1	1
s_2	0.257
s_3	1.283
f_3	0.093

Figure 1 :



8) Des études expérimentales ont mis en évidence des processus de sénescense chez cette espèce (diminution des taux moyens de survie et de fécondité aux âges avancés). Comment peut-on proposer de modifier le modèle pour en tenir compte ?

12 Effet de micro-polluants sur des moustiques (CT 2016)

On s'intéresse à l'effet de micro-polluants (ibuprofen et benzo[a]pyrène) de l'eau sur la dynamique de populations de moustiques. Ces polluants, même à de faibles doses, affectent différents traits individuels développementaux et reproductifs des moustiques. Pour évaluer les conséquences de ces polluants sur la dynamique des populations, on construit un modèle déterministe structuré en classes d'âges. Le pas de temps est de 12 heures et seules les femelles sont considérées.

12.1 Un modèle simple à 3 classes d'âge

Dans un premier temps, un modèle simplifié est mis en place dans lequel seules trois classes sont modélisées : **1** pour les oeufs viables, **2** pour les larves et pupes et **3** pour les individus adultes. Les paramètres du modèle sont les suivants :

- σ_i (où $i = 1$, 2 ou 3) : la probabilité de survie d'un individu de la classe i jusqu'au pas de temps suivant,

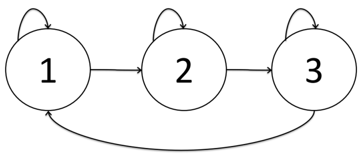


Figure 4: Cycle de vie simplifié des moustiques.

- γ_i : la probabilité pour un individu de la classe i de passer à la classe $i+1$ au pas de temps suivant, pour $i=1$ ou $i=2$. Pour $i=3$, c'est la probabilité de pondre,
- f : le nombre moyen d'oeufs pondus par femelle à chaque occasion de ponte,
- ρ : la proportion de femelles et
- ν : la proportion d'oeufs viables.

Q1

Complétez le schéma du cycle de vie (Figure 4) à l'aide des paramètres σ_1, σ_2, σ_3, γ_1, γ_2, γ_3, f, ρ et ν.

Q2

Écrivez en fonction de ces mêmes paramètres démographiques la matrice de projection permettant d'obtenir les effectifs dans chacune des classes d'âge au pas de temps $t+1$ en fonction de ce qu'ils étaient au pas de temps t, c'est-à-dire la matrice $\mathbf{M}$ telle que $\begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_{t+1} = \mathbf{M} \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{pmatrix}_t$ (où n_i correspond au nombre d'individus dans la classe d'âge i).

Les paramètres sont estimés à $\sigma_1 = 0.4$, $\sigma_2 = 0.8$, $\sigma_3 = 0.84$, $\gamma_1 = 0.4$, $\gamma_2 = 0.3$, $\gamma_3 = 0.2$, $f = 50$, $\rho = 0.5$ et $\nu = 0.75$. La matrice de projection s'écrit alors $\mathbf{M} = \begin{pmatrix} 0.24 & 0 & 3.15 \\ 0.16 & 0.56 & 0 \\ 0 & 0.24 & 0.84 \end{pmatrix}$.

Q3

Vérifiez (aux erreurs d'arrondi près) que le polynôme caractéristique de la matrice $\mathbf{M}$ peut s'écrire

$$(\lambda - 1.1)\left(-0.2125 + 0.54\lambda - \lambda^2\right)$$

Q4

On en déduit que 1.1 est une valeur propre de $\mathbf{M}$. Pourquoi ? On considèrera pour la suite que c'est la valeur propre dominante et on la nomme λ_1.

Q5

Calculez $\mathbf{U} = \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \\ u_3 \end{pmatrix}$, le vecteur propre (à droite) de la matrice $\mathbf{M}$ associé à λ_1 (on choisira ces composantes telles que $u_1 + u_2 + u_3 = 100$). (les grandeurs $< 10^{-3}$ peuvent être considérées comme nulles)

12.2 Un modèle plus complet à 8 classes d'âge

Pour tenir compte de manière biologiquement plus réaliste de la complexité du cycle de vie du moustique, 8 classes d'âges ont été modélisées[1]. Ces 8 classes d'âge sont : **1** pour les oeufs viables ("eggs"), **2** pour les larves de stade 1 ("1^{st} larvae"), **3** pour les larves de stade 2 ("2^{nd} larvae"), **4** pour les larves de stade 3 ("3^{rd} larvae"), **5** pour les larves de stade 4 ("4^{st} larvae"), **6** pour les pupes ("pupae"), **7** pour les femelles adultes émergentes ("emerging adult") et **8** pour les femelles reproductrices ("breeding adult").

L'étude de ce modèle plus complet conduit à la réalisation de la Figure 5.

Q6

Quel calcul a permis aux auteurs de construire cette figure ? Interprétez biologiquement la Figure 5.

[1] Prud'homme S.M., Chaumot A., Cassar E., David J.P., Reynaud S. (2017). Impact of micro pollutants on the life-history traits of the mosquito *Aedes aegypti*: On the relevance of transgenerational studies. Environmental pollution, 220: 242-254.

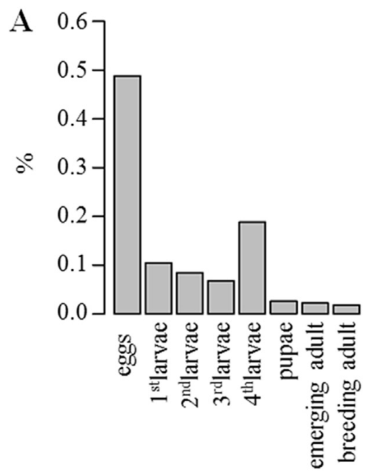


Figure 5: Structuration de la population pour $t \to +\infty$.

Q7

Les auteurs de l'étude ont ensuite estimé les coefficients d'élasticité (sensibilité relative) de différents paramètres du modèle. Les résultats sont consignés dans la Figure 6.

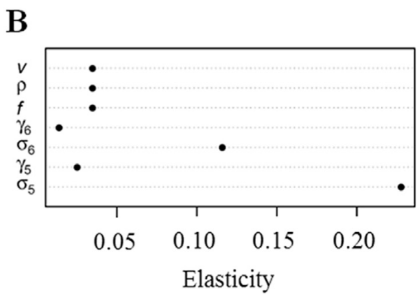


Figure 6:

Expliquez en 1 ou 2 phrases la notion d'élasticité ou de sensibilité des paramètres démographiques. Outre **U** et λ_1, de quelle autre grandeur a-t-on besoin pour effectuer ces calculs ? Comment calculerait-on cette grandeur ? Interprétez biologiquement la Figure 6.

Q8

Les auteurs regardent ensuite comment le taux de croissance de la population (pgr) évolue en fonction de i) la dose de Bti (un bioinsecticide) dans l'environnement et ii) l'exposition aux micro-polluants (l'ibuprofen (Ibu) et le benzo[a]pyrène (BaP)). Les résultats sont représentés sur la Figure 7.

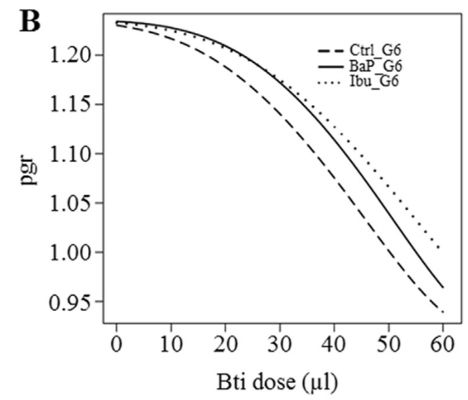


Figure 7: Taux de croissance (pgr) de la population en fonction de la dose de Bti pour des populations exposées pendant 6 générations à du solvant (Ctrl_G6), 0.6 μg/l de benzo[a]pyrène (BaP_G6) et 1 μg/l d'ibuprofen (Ibu_G6).

- Quelle est la grandeur mathématique représentée sur l'axe des ordonnées ?
- Discutez du devenir de la population de moustiques en absence de Bti et de micropolluants (condition Ctrl_G6).
- Quel est l'effet du Bti sur la croissance de la population ? Proposez une stratégie de lutte contre le moustique.
- Quelle conséquence aura l'exposition aux micro-polluants sur la stratégie de lutte contre les moustiques ?